

тельное понижение боковой поверхности только перед L_2 , в то время как у типового вида депрессия развита перед обеими допастями.

От *K. radion Snajdr* [8] из среднего кембрия Богемии отличается более низким расположением второй лопасти.

Распространение. Нижний кембрий, атдабанский ярус, доминопольский горизонт, тискреская свита; Северная Эстония.

Материал. Одна створка — карьер Кунда.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абушик А. Ф. Первые находки лепердитаей в кембрии Сибирской платформы // Вестн. Ленингр. ун-та. 1960. № 8. Сер. геол. и геогр. Вып. 1. С. 93—98.
2. Иванова В. А. Новый вид брадориид (*Ostracodoidea*) из алданского яруса Хараулахских гор // Палеонтол. журн. 1964. № 4. С. 111—113.
3. Конев С. П. О первой находке остракод в нижнем кембрии Казахстана // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 150—152.
4. Нецкая А. И., Иванова В. А. Первая находка остракод в нижнем кембрии Восточной Сибири // Докл. АН СССР. 1956. Т. 111. № 5. С. 1095—1097.
5. Григорьева Н. В., Мельникова Л. М., Пельман Ю. Л. Брахиоподы, остракоды (брадорииды) и проблематика из стратотипического района ярусов нижнего кембрия // Палеонтол. журн. 1983. № 3. С. 54—58.
6. Хазанович К. К., Попов Л. Е., Мельникова Л. М. Беззамковые брахиоподы, остракоды (брадорииды) и хиолителмынты из саблинской свиты Ленинградской области // Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 33—47.
7. Менс К. А., Пуррус Э. А. Стратотипические разрезы кембрия Эстонии // Таллин: Валгус, 1977. 68 с.
8. Snajdr M. *Koniciekion* nov. gen. from the Middle Cambrian of Bohemia (*Ostracoda*) // Věst. Ustrěd. ústavu geol. 1975. Roc. 50. P. 153—156.
9. Ulrich E. O., Bassler R. S. Cambrian bivalved Crustacea of the order Conchostraca // Proc. U. S. Nat. Museum. 1931. V. 78. № 4. 130 p.
10. Wiman C. Studien über das Nord baltische Silurgebiet // Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala. 1902. V. 6. Pt 1. № 11. P. 12—76.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
25.XI.1985

УДК 555.79:551.763.3

ДЛУССКИЙ Г. М.

НОВЫЕ FORMICOIDEA (HYMENOPTERA) ПОЗДНЕГО МЕЛА

До середины 60-х годов наиболее древние ископаемые муравьи были известны лишь из раннего эоцена [3], а надсемейство Formicoidea включало лишь одно семейство — муравьев (*Formicidae* Latreille, 1802). Лишь в 1967 г. был впервые описан представитель Formicoidea из верхнего мела — *Sphecomyrma freyi* Wilson et Brown, отнесенный авторами к новому подсемейству Sphecomyrminae Wilson et Brown [6]. В 60–70-х годах палеознтомологами Палеонтологического института АН СССР был предпринят ряд экспедиций, во время которых был собран обширный материал, в том числе уникальная коллекция, содержащая около трех десятков отпечатков и инклюзов в ископаемых сколах формикоидов верхнего мела. В ходе обработки этой коллекции уже описано 14 видов формикоидов, относящихся к 10 родам двух семейств [1, 2].

Полученные данные существенно изменили представления о ранних этапах эволюции муравьев. Стало ясно, что Formicoidea возникли в конце раннего мела. В течение позднего мела надсемейство представлено двумя семействами — Armaniidae Dlussky и Sphecomyrminae (Wilson et Brown). Эти насекомые скорее всего не были социальными, подобно муравьям, а вели одиночный или полубошественный образ жизни [2]. Настоящие муравьи из верхнемеловых отложений неизвестны. Указание на нахождение Ponerinae и Dolichoderinae в туроне [1] оказалось ошибочным, что выяснилось после получения дополнительного материала лучшей сохранности [2]. Древнейшие настоящие муравьи появляются лишь в отложениях палеоценового возраста. Коллекция этих муравьев, пока еще не описанная, хранится в Палеонтологическом институте АН СССР.

В предыдущей статье [2] был дан обзор семейства Armaniidae Dlussky, 1983 и обосновано возведение Sphecomyrminae в ранг семейства. Настоящей статьей завершается работа по описанию коллекции верхнемеловых формикоидов Палеонтологического института АН СССР. В ней дается общая характеристика семейства Sphecomyrminae, учитывающая признаки вновь описываемых видов, и описание нового рода, предположительно отнесенного к Sphecomyrminae.

Пользуемся случаем выразить свою глубокую признательность А. П. Расницыну (ПИН АН СССР) и Р. Тейлору (Канберра, Австралия) за ценные советы при обсуждении материалов этой статьи.

СЕМЕЙСТВО SPHECOMYRMIDAE (WILSON ET BROWN), 1967

Sphecomyrminae: Wilson, Carpenter, Brown, 1967, с. 6.

Диагноз. Самцы крылатые, самки у известных видов — бескрылые. Первый членик усика (скапус) как у самцов, так и у самок короткий, длина его составляет у самок менее 20% от общей длины усика. Второй членик усика (педикеллус) значительно короче третьего, почти кубический. Мандибулы узкие, без развитого жевательного края, у самок с одним дополнительным зубцом, у самцов — без зубцов. Затылок всегда сильно округлен. Глаза развиты нормально, округлые или почковидные. Мезонотум самок подразделен на скutum и скутеллум. Метанасеральные же-



Рис. 1. Представители семейства Sphecomyrmidae и некоторые примитивные Formicidae: а — г — Sphecomyrmidae; а, б — *Sphecomyrma freyi* Wilson et Brown (по [6], с изменениями); в — реконструкция, длина жгутика усика увеличена в соответствии с рисунком головы голотипа и промерами в описании; б — паратип № F2, голова сверху; США, Нью-Джерси; самец; в — *Sphecomyrma agnoldii* Dlussky; голотип № 3130/113, реконструкция; Таймыр, гора Янтардах; самец; г — *Palaeomyrmex zherichini* Dlussky; реконструкция по экз. № 3311/364, 365, 366; Таймыр, гора Янтардах; самец; д, е — Formicidae; д — *Notomyrmecia masrops* Clark; Австралия; современный; е — *Myrmecia* sp.; Австралия; современный. Длина масштабных линеек во всех случаях соответствует 1 мм

лезы хорошо развиты. Жилкование полное для Formicoidea, т. е. на передних крыльях имеются замкнутые ячейки 1г+2г (иногда подразделенная), 3г, 4г и 1м; жилка cu — а впадает в М+Cu вблизи основания ячейки 1м; заднее крыло со свободными окончаниями Rs, М и Cu. Средние и задние голени с двумя шпорами, одна из которых простая, а другая — гребенчатая. Коготки с дополнительным зубцом. Петиолюс различной формы, но всегда явно обособлен от метасомы (функционального брюшка) и сужен кзади. Жало у самок развито.

Состав. 4 рода: *Sphecomyrma* Wilson et Brown, 1967; самец США (рис. 1, а, б); *Palaeomyrmex* Dlussky, 1977; самец Таймыра (рис. 1, г); *Cretomyrma* Dlussky, 1977; самец Таймыра (рис. 1, д); *Baikuris* gen. nov.

Сравнение. По строению усиков и мандибул сходны с *Arganiniidae* и отличаются от *Formicidae*, у которых усики самок всегда коленчатые, а мандибулы исходят с жевательным краем и более чем двумя зубцами (рис. 1, е). В то же время петиолюс, в отличие от *Arganiniidae*, явно обособлен от брюшка и его максимальная ширина не в области прикрепления к брюшку, а приблизительно посредине.

Замечания. Э. Вилсон и его соавторы [5, 6] рассматривали Sphecomyrminae как предков мирмеционной ветви муравьев, к которой они относили подсемейства Myrmeciniinae (включая Nothomyrmecinae), Pseudomyrmecinae, Dolichoderinae (включая Aneuretini) и Formicinae. При этом они считали, что Sphecomyrminae были эусоциальными насекомыми и вынуждены были предположить двукратное

возникновение коленчатых усиков и «муравьиных» мандибул в понероидной и мирмеционидной ветвях. Как было показано ранее [2], эти насекомые не могли быть эусоциальными, так как только коленчатые усики позволяют муравьям осуществлять контроль за манипуляциями с расплодом, без чего истинная социальность для них невозможна.

В тех семействах перепончатокрылых, где социальность возникала независимо в разных группах (например, у пчел), между этими группами наблюдаются существенные различия в биологии. В то же время биология всех примитивных муравьев очень сходна. Поэтому независимое возникновение социальности и связанных с ней изменений в строении усиков и мандибул в разных группах муравьев представляется маловероятным. Гораздо проще допустить параллельное возникновение обособленного петиолюса и бескрылости самок у муравьев и сфекомирмид, поскольку такая тенденция очень широко распространена среди сколииоидов, от которых произошли формикоиды.

Р. Тейлор [4], пересмотревший и детально изучивший *Nothomyrmecia macrops* Clark, выделил этот вид в самостоятельное подсемейство *Nothomyrmecinae* и предложил другую схему эволюции муравьев. В ней *Sphecomyrmecinae* рассматриваются как общие предки всех муравьев и автор предполагает, что социальность и связанная с ней особенность морфологии муравьев возникли однократно. Но эта схема представляется совершенно невероятной, так как она требует допущения вторичного возникновения примитивного сочленения петиолюса с брюшком, сходного с таковым у *Atmaniidae*, у представителей трибы *Amblyopronini* подсемейства *Ponerinae*. Такая реверсия не имеет функционального объяснения и противоречит закону необратимости эволюции.

Итак, наиболее логичным и обоснованным представляется предположение, что *Sphecomyrmecidae* не были предками муравьев и были тупиковой группой, не оставившей эволюционных потомков. Прямыми предками как *Sphecomyrmecidae*, так и *Formicidae* были *Atmaniidae*.

Род *Baikuris* Dlussky, gen. nov.

Название рода от залива Байкура-Неру.

Типовой вид — *B. mandibularis* sp. nov.

Диагноз. Самец. Глаза почковидные. Мандибулы узкие, почти параллельносторонние, без зазубренного жевательного края. При их основании с внешней стороны хорошо заметно крупное овальное поле, окруженное хитиновым валиком и, по-видимому, представляющее собой выход мандибулярной железы. Нижнечелюстные щупики длинные, шестичлениковые. Нижнегубные щупики, видимо, трехчлениковые (основание их плохо видно). Скutum с глубокими параспиальными бороздами. На переднем крыле ячейка $1r+2r$ частично подразделена рудиментом жилки $1r-rs$. Средние и задние ноги с двучлениковыми вертлугами. На передних голенях одна гребенчатая шпора, на средних — простая и зазубренная, на задних — простая и гребенчатая. Нульвиллы хорошо развиты. Коготки с дополнительным зубцом перед вершиной. Петиолюс с явственно развитым узелком. Первый сегмент брюшка воронковидный, между первым и вторым сегментами брюшка есть слабо выраженная перетяжка. Гениталии маленькие, втягивающиеся в брюшные сегменты. Церки хорошо развиты.

Видовой состав. Два описываемых ниже вида.

Сравнение. От всех *Sphecomyrmecidae* отличается наличием двучленикового вертлуга. От *Palaeomyrmex* отличается наличием овального поля в основании мандибул, параспиальных борозд на скутуме и подразделенной ячейки $1r+2r$ на переднем крыле.

Замечания. Поскольку у самок *Baikuris* петиолюс имеет развитый узелок и отделен глубокой перетяжкой от брюшка, они не могут быть включены в семейство *Atmaniidae*. Внешне они более сходны с самцами некоторых примитивных муравьев (рис. 1, δ), чем с самцами *Palaeomyrmex* (рис. 1, σ) — единственного известного по самцам рода *Sphecomyrmecidae*. В то же время у самок примитивных муравьев мандибулы зазубрены, а у *Atmaniidae* и *Sphecomyrmecidae* — двузубые или (*Palaeomyrmex*) лишены зубцов, как и у *Baikuris*. Главным признаком, по которому *Formicidae* отличаются от остальных *Formicoidea*, являются коленчатые усики самок и наличие касты рабочих особей, но самки *Formicoidea* из отложений в Байкура-Неру пока неизвестны. Поэтому пока, руководствуясь формальными признаками, следует относить новый род к семейству *Sphecomyrmecidae*. Поскольку у этих насекомых сохранились такие примитивные черты, сближающие их с *Atmaniidae*, как двучленистые вертлуги и подразделенная ячейка $1r+2r$ переднего крыла, *Baikuris* можно рассматривать как переходную группу между *Atmaniidae* и *Sphecomyrmecidae*.

Не исключено, однако, что *Baikuris* являются очень примитивными настоящими муравьями и относятся к группе, переходной между *Atmaniidae* и *Formicidae*. Хорошо известно, что у муравьев самцы являются более консервативной кастой, чем самки, и долгие сохраняют архаичные признаки. Если усики самок этих насекомых окажутся коленчатыми, *Baikuris* нужно будет выделить в отдельное подсемейство в семействе *Formicidae*.

Судя по тому, что 3 экз. *Baikuris mandibularis* были обнаружены в одном небольшом куске янтаря, можно предположить, что у этих насекомых происходило

роение. Обращает на себя внимание также гипертрофия мандибулярных желез, возможно указывающая на использование феромонов при брачном поведении, подобно тому, как это наблюдается у самцов некоторых современных *Ponerinae* (личное сообщение Тейлора). Все эти факты говорят о том, что у *Baikuris* были сложности с нахождением брачных партнеров и, что, следовательно, эти насекомые не были многочисленными.

***Baikuris mandibularis* Dlussky, sp. nov.**

Название вида *mandibularis* лат. — с развитыми мандибулами.

Голотип — ПИН, № 3730/5, инклюз очень хорошей сохранности в ископаемой смоле; Таймырское озеро, залив Байкура-Неру, верхний мел.

Описание (рис. 2). Самец. Наличник с угловатым передним краем. Соотношение первых члеников усика 1:0,5:2,9:2,0. На переднем крыле жилка 1g-rs входит в ячейку 1g+2g на половину ее ширины. Пропедеум без длинных хитиновых



Рис. 2. *Baikuris mandibularis* sp. nov.: а — д — голотип № 3730/5; а — общий вид; б — голова сверху; в — шпory задней голени; г — ротовые части; д — последний членик лапки; е-з — паратип № 3730/6; вертлуги ног; е — передняя нога; ж — средняя нога; з — задняя нога

валиков. Высота петиолюса приблизительно в 1,5 раза меньше его длины; узелок хорошо развит. Длина первого тергита брюшка приблизительно равна ширине. Тело покрыто тонкими прилегающими волосками, слегка приподнятыми на клипеусе, ротовых частях, пропедеуме и брюшке. Настоящие хеты отсутствуют.

Размеры, мм: длина тела 4–5. Голотип № 3730/5; длина головы 0,81; ширина головы над глазами 0,64; длина глаза 0,42; длина груди 1,68; длина среднего бедра 0,75. Паратип № 3730/6; длина среднего бедра 0,85.

Материал. Голотип и паратипы № 3730/6 и № 3730/7, первый хорошей сохранности, второй поврежденный.

***Baikuris mirabilis* Dlussky, sp. nov.**

Название вида *mirabilis* лат. — удивительный.

Голотип — ПИН, № 3730/8, хорошо сохранившиеся брюшко, петиолюс, задняя часть мезосомы и фрагменты ног, усиков и крыльев; Таймырское озеро, залив Байкура-Неру; верхний мел.

Описание (рис. 3). Самец. Судя по сохранившимся фрагментам усика, его средние членики относительно длиннее, чем у предыдущего вида. На переднем крыле 1g-rs почти полная, но резко ослабленная. Пропедеум в задней половине с сильными продольными валиками. Петиолюс удлинённый с явственным узелком; его длина в 2 раза больше высоты и в 2,2 раза больше ширины. Брюшко также удлинено: длина первого сегмента, если смотреть на него точно сверху, в 1,3 раза больше ширины. Сохранившиеся части тела покрыты густым прилегающим опушением.

Размеры, мм: длина тела около 8, длина среднего бедра 1,45.

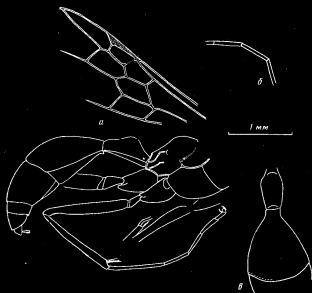


Рис. 3. *Baikuris mirabilis* sp. nov.; голотип № 3730/8; а — общий вид; б — средние членики жутика усика; в — петиолюс и основание брюшка сверху

Сравнение. От *B. mandibularis* отличается вытянутыми петиолюсом и брюшком, и наличием длинных хитиновых валиков на проподоуме.
Материал. Голотип.

ЛИТЕРАТУРА

1. Длусский Г. М. Надсемейство Formicoidea Latreille, 1802/Расницын А. П. Высшие перепончатокрылые мезозоя // Тр./Палеонтол. ин-т АН СССР. 1975. Т. 197. С. 114-121.
2. Длусский Г. М. Новое семейство позднемеловых перепончатокрылых — «промежуточное звено» между муравьями и сколиоидами // Палеонтол. журн. 1983. № 3. С. 65-78.
3. Carpenter F. M. The fossil ants of North America // Bull./Mus. Compar. Zool. Harvard. 1930. V. 70. № 1. P. 1-66.
4. Taylor R. W. Nothomyrmecia macrops: a living fossil ant rediscovered // Science. 1978. V. 201. P. 979-985.
5. Wilson E. O. The Insect Societies. Harvard, 1971. 548 p.
6. Wilson E. O., Carpenter F. M., Brown W. L. The first mesozoic ant, with the description of a new subfamily // Psyche. 1967. V. 74, № 1. P. 1-19.

Московский государственный университет

Поступила в редакцию
10.VI.1985

УДК 56.016.3:551.735 (575)

НИГМАДЖАНОВ И. М.

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА POLYGNATHUS (КОНОДОНТЫ) ИЗ НИЖНЕГО КАРБОНА СРЕДИННОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

Среди конодонтов, характерных для нижнего карбона Срединного Тянь-Шаня, особенно многочисленны представители рода *Polygnathus*. В отложениях талдыбулакского (верхнее турне) и саргардовского (нижнее визе) горизонтов были встречены новые виды этого рода. Эти находки представляют большой интерес в связи с созданием в последнее время детальных филогенетических схем конодонтов на видовом уровне, что имеет большое значение для биостратиграфии. Описываемые ниже новые виды относятся по характеру нижней поверхности платформы карминиплатных элементов к группе «*Polygnathus communis*». Отличаются от всех